

О ВОЗДЕЙСТВИИ ПАРАЗИТОВ НА СИСТЕМУ АДАПТАЦИЙ
К СОЛЕНОСТИ МОЛЛЮСКА *HYDROBIA ULVAE*

В. Я. Бергер

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Исследовано воздействие, оказываемое паразитами трематод на систему соленостных адаптаций беломорского моллюска *Hydrobia ulvae*. Показано, что паразиты не влияют на приспособление хозяина к умеренным изменениям солености от 25 до 10—14‰. В то же время устойчивость зараженных моллюсков к экспериментальным факторам (пресной воде и обсыханию) снижается. Обсуждается вопрос о различиях механизмов адаптаций хозяина к умеренным и экстремальным изменениям солености среды.

Помимо воздействия на различные стороны биологии и жизненного цикла хозяина, паразиты оказывают влияние на его отношение к абиотическим факторам среды. Показано, например, что моллюски, зараженные сосальщиками, менее резистентны по сравнению со стерильными животными к пониженному содержанию кислорода (Oliver et al, 1953) и к повышенной температуре (Vernberg and Vernberg, 1963). Аналогичные данные получены нами при сравнении устойчивости к пресной воде и к обсыханию зараженных и стерильных беломорских моллюсков *Hydrobia ulvae* (Бергер и Кондратенков, 1974). Оказалось, что устойчивость зараженных гидробий к этим факторам среды была более низкой. До сих пор, однако, остается неясным, каким образом трематоды, паразитирующие в моллюсках, влияют на приспособления хозяина к умеренным изменениям солености. Вместе с тем есть все основания считать, что моллюски обладают двумя относительно независимыми системами адаптаций, обеспечивающих приспособления, с одной стороны, к умеренным, а с другой стороны — к экстремальным изменениям солености. В связи с этим представлялось целесообразным подвергнуть экспериментальной проверке воздействие паразитов на обе системы адаптаций хозяина. Предварительная попытка подобного исследования была предпринята раньше (Бергер, 1971).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа проводилась в 1970 и 1974 гг. на Беломорской биостанции Зоологического института АН СССР. Объектами исследования служили брюхоногие моллюски *Hydrobia ulvae* (Pennant), стерильные или зараженные трематодами *Paramonostomum alveatum* (Mehlis, 1846); *Cryptocotyle* sp.; *Microphallus somateriae* (Kulatschkova, 1958); *Maritrema subdolum* Jägerskiöld, 1909; *Himasthla militaris* (Rudolphi, 1809).

Разделение гидробий на стерильных и зараженных производилось в результате наблюдения за выделением церкарий. Для этого моллюски помещались на 1—2 суток в пробирки с водой соленостью 25.8‰ при температуре 18—20°. Контрольные вскрытия в конце опытов показали, что ошибка при разделении моллюсков не превышала 5—7% от общего количества гидробий, использованных в каждой серии опыта. Кроме того, для уменьшения погрешности стерильные гидробии выбирались из субпопуляции с низкой экстенсивностью заражения (3—4%). Основ-

ная масса зараженных моллюсков относилась к субпопуляции с более высокой зараженностью, колебавшейся в 1972—1974 гг. от 11—12 до 36%.

Опыты проводились при температуре 10—12°. Толерантность гидробий к опреснению оценивали по интенсивности дыхания, количеству активных моллюсков и времени открывания раковины после их помещения в разбавленную морскую воду. Для определения скорости потребления кислорода по 5 гидробий помещали в замкнутые респирометры. Содержание кислорода в воде оценивали по Винклеру. Число активных моллюсков определялось по количеству особей, ползающих по дну чашки Петри через 1 час после помещения в воду пониженной солености, и выражалось в процентах от общего числа подопытных животных. Время открывания раковины тестировалось от момента помещения закрывшихся моллюсков в воду соленостью 10—12‰ до открывания крышечки и высовывания головных щупалец. Резистентность оценивали по продолжительности переживания моллюсков в пресной воде. Полученные данные обрабатывались статистически. Вычислялись среднее арифметическое (M) и его квадратическая ошибка (m). На графике нанесены 95%-е доверительные интервалы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Одной из наиболее характерных особенностей реагирования моллюсков на изменения солености среды является герметизация мантийной полости путем захлопывания створок (*Bivalvia*) или втягивания крышечки (*Gastropoda*). Пороговые концентрации морской воды, ниже которых происходит срабатывание изолирующего рефлекса беломорских гидробий, соответствуют солености порядка 8—14‰. Сравнение количества моллюсков, активных в диапазоне пороговых концентраций морской воды, показывает, что по этому показателю соленостной толерантности между зараженными и стерильными гидробиями не существует достоверных различий (табл. 1).

Т а б л и ц а 1
Толерантность моллюсков к пониженной солености

Соленость (в ‰)	Количество активных моллюсков (в ‰)			
	стерильные		зараженные	
	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n
6	0	5	0	5
8	3 ± 1	5	4 ± 1	4
10	27 ± 3	6	—	—
12	48 ± 4	5	50 ± 4	7
14	98 ± 2	4	96 ± 3	5
16	100	5	100	4

Пр и м е ч а н и е. Прочерк в графе — данных нет.

Т а б л и ц а 2
Толерантность моллюсков к пониженной солености

Объект исследования	Время открывания раковины (в сек.) в воде пониженной солености			
	10‰		12‰	
	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n
Стерильные гидробии	64 ± 4	20	37 ± 3	18
Зараженные гидробии	60 ± 6	11	39 ± 2	13

Сравнение осмотической толерантности зараженных и стерильных гидробий было проведено и по скорости открывания раковины. Полученные данные представлены в табл. 2.

Результаты этих экспериментов (табл. 1 и 2) показывают, что зараженные гидробии не отличаются от стерильных по тестируемому показателю.

Герметизация мантийной полости осуществляется в ответ на раздражение специфических рецепторов, реагирующих на изменения солености и концентрации ионов натрия в среде (Arnold, 1957; Васильева и др., 1960; Закс и Соколова, 1965). В связи с этим наблюдавшееся отсутствие различий реагирования зараженных и стерильных гидробий на умеренное снижение солености среды позволяет предполагать, что паразиты моллюсков не оказывают существенного влияния на защитный рефлекс или по крайней мере на его афферентное звено (рис. 1).

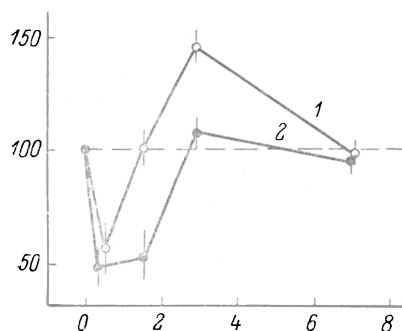


Рис. 1. Изменения интенсивности дыхания зараженных (1) и стерильных (2) гидробий в процессе акклимации к воде пониженной солености (14‰).

По оси абсцисс — интенсивность дыхания (% от контроля); по оси ординат — время (в сутках).

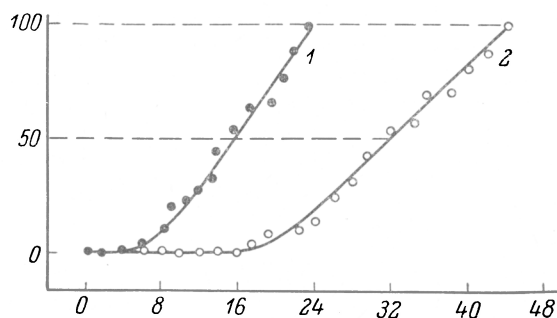


Рис. 2. Устойчивость зараженных (1) и стерильных (2) гидробий к пресной воде.

По оси абсцисс — количество мертвых моллюсков (% от общего числа моллюсков); по оси ординат — пребывание в пресной воде (в сутках).

В следующей серии экспериментов исследовались изменения скорости дыхания зараженных и стерильных моллюсков в процессе их акклимации к воде пониженной солености (14‰). Данные, характеризующие скорость дыхания изученных моллюсков, представлены в относительных величинах (в процентах от контроля, т. е. от интенсивности дыхания исследуемых организмов в воде соленостью 25.8‰), что дает возможность произвести сравнение данных, полученных на стерильных и зараженных моллюсках. Согласно результатам этих экспериментов (рис. 1), интенсивность потребления кислорода через 10 часов после помещения моллюсков в разбавленную морскую воду уменьшалась до 56% от контрольного уровня у зараженных гидробий и до 49% — у стерильных моллюсков. Эти различия, однако, были статистически недостоверны. По мере акклимации к солености 14‰ дыхание моллюсков активизировалось и достигало контрольного уровня или даже превышало его на третьи сутки после начала опыта. При этом процесс адаптивного восстановления интенсивности дыхания оказался более эффективным у зараженных гидробий.

Изменения интенсивности дыхания, обнаруженные в процессе акклимации гидробий к пониженной солености и выражающиеся в первоначальном угнетении и последующей реактивации дыхания, характерны для процессов соленостной адаптации различных пойкилосмотических организмов, в том числе и морских моллюсков (Беляев и Чугунова, 1952; Беляев, 1957; Карандеева, 1966; Бергер и др., 1970; Бергер, 1971). Исходя из полученных данных, можно, очевидно, сделать заключение о том, что паразиты исследованных моллюсков не оказывают угнетающего воздействия на адаптивное восстановление интенсивности энергетического

метаболизма хозяина. Более того, как показывает сравнение, у зараженных моллюсков этот процесс происходит быстрее и с большей эффективностью. Отсутствие дополнительных сведений не позволяет обсуждать вопрос о механизме, лежащем в основе стимуляции паразитами процессов адаптивного восстановления интенсивности дыхания *H. ulvae*. Кроме того, это выходит за рамки задачи, поставленной в работе.

На основании полученных данных можно сделать вывод о том, что в целом процессы фенотипических адаптаций изученных моллюсков к умеренным изменениям солености, не выходящим за пределы диапазона их толерантности, не подвергаются угнетающему воздействию со стороны паразитирующих в гидробиях личинок трематод. Отсутствие угнетающего влияния паразитов на осмотическую толерантность хозяина подтверждается также результатами экспериментов, выполненных на моллюске *Nassarius obsoletus* (Sindermann and Rosenfield, 1957). Согласно этим данным, зараженные и стерильные моллюски не отличались по интенсивности дыхания в воде различной солености (рис. 2).

Наряду с исследованием воздействия паразитов на акклимацию моллюсков к умеренным изменениям солености были выполнены эксперименты по изучению устойчивости зараженных и стерильных моллюсков к пресной воде. Полученные данные представлены на рис. 2.

Согласно результатам этих экспериментов, сравниваемые группы моллюсков обладают различной устойчивостью к опреснению. Стерильные гидробии переживали в пресной воде в два раза дольше, чем зараженные моллюски. Гибель 50 и 100% подопытных животных наступала после помещения в пресную воду соответственно на 15-е и 24-е сутки у зараженных и на 31-е и 44-е сутки у стерильных гидробий. Снижение устойчивости к пресной воде является следствием общего понижения устойчивости зараженных моллюсков к различным воздействиям. Как уже отмечалось раньше, зараженные гидробии, вынесенные на воздух, тоже погибают, но намного быстрее, чем стерильные животные. Подобное уменьшение неспецифической устойчивости зараженных моллюсков связано, по-видимому, с тем, что паразиты нарушают герметизацию мантийной полости. Вследствие этого усиливается неблагоприятный для морских моллюсков, находящихся на воздухе или в пресной воде, обмен водой и солями между организмом и средой обитания. О нарушении герметизации и усилении обмена со средой свидетельствует тот факт, что гидробии, инвазированные личинками трематод, теряют соли при помещении их в дистиллированную воду в 2—3 раза быстрее, чем стерильные моллюски (Бергер и Кондратенков, 1974). Можно предполагать, что у зараженных моллюсков запирание раковины с помощью крышечки осуществляется хуже, чем у стерильных гидробий. Однако для проверки этого предположения необходимы дополнительные эксперименты.

Таким образом, полученные данные показывают, что личинки трематод, паразитирующие в моллюсках, по-разному влияют на приспособления хозяина к экстремальным и умеренным изменениям солености среды. Различия воздействия, оказываемого паразитами на толерантность и устойчивость хозяина к изменениям солености, свидетельствуют о том, что адаптации моллюсков к умеренным и экстремальным соленостям имеют в своей основе принципиально различные механизмы.

Л и т е р а т у р а

- Б е л я е в Г. М. 1957. Физиологические особенности представителей одних и тех же видов в водоемах различной солености. Тр. Всесоюз. гидробиолог. общ., 8: 321—353.
- Б е л я е в Г. М. и Ч у г у н о в а М. Н. 1952. Физиологические различия между баренцевоморскими и балтийскими мидиями. ДАН СССР, 85 (1): 233—236.
- Б е р г е р В. Я. 1971. Исследование адаптаций некоторых литоральных беломорских моллюсков к изменениям солености среды. Автореф. канд. дисс., ЗИН АН СССР. Л.: 3—24.

- Бергер В. Я., Луканин В. В. и Лапшин В. Н. 1970. Дыхание некоторых литоральных беломорских моллюсков в процессе акклимации к изменениям солености среды. Экология, 1 (5) : 68—72.
- Бергер В. Я. и Кондратенко А. П. 1974. Влияние зараженности *Hydrobia ulvae* личинками трематод на устойчивость ее к обсыханию и опреснению. Паразитолог., 8 (6) : 563—564.
- Васильева В. Ф., Гинецинский А. Г., Закс М. Г. и Соколова М. М. 1960. Два типа приспособления пойкилосмотических морских животных к гипотонической среде. В сб.: Вопросы цитологии и общей физиологии : 50—60.
- Закс М. Г. и Соколова М. М. 1965. О механизмах адаптации к опреснению среды у некоторых литоральных организмов. Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1 (6) : 538—542.
- Карандеева О. Г. 1966. Процессы, обеспечивающие осморегуляцию у водных животных. В сб.: Физиология морских организмов. М. : 176—232.
- Arnold D. C. 1957. The response of the limpet *Patella vulgata* L. to waters of different salinities. J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 36 (1) : 121—128.
- Oliver L. T., von Brand and Mehlman. 1953. The influence of lack of oxygen of *Schistosoma mansoni* cercariae and on infected *Australorbis glabratus*. Exp. Parasitolog., 7 : 258—270.
- Sindermann C. J. and Rosenfield A. 1957. The ecology of marine dermatitis-producing schistosomes. III. Oxygen consumption of normal and parasitized *Nassarius obsoletus* (*Nassa obsoleta*) under varying conditions of salinity. J. Parasitolog., 43 (5) : 28.
- Vernberg W. B. and Vernberg F. Y. 1963. Influence of parasitism on thermal resistance of the mud-flat snails, *Nassarius obsoleta*. Exp. Parasitolog., 14 : 330—332.

ON THE EFFECT OF PARASITES ON THE SYSTEM OF
ADAPTATION TO SALINITY IN THE SNAIL *HYDROBIA ULVAE*

V. Ja. Berger

S U M M A R Y

Trematodes, parasites of *H. ulvae*, do not affect the adaptation of the host to moderate changes in salinity from 25 to 10—14‰. At the same time the resistance of infected molluscs to fresh water decreases.
